Beiträge zur Kenntnis des Assimilationsgewebes und der Korkentwickelung armlaubiger Pflanzen.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

VORGELEGT DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

UNIVERSITÄT FREIBURG IM BREISGAU

VON

Hermann Ross

aus Danzig.

1887.

FREIBURG IN BADEN.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550827_0015

Herrn Professor Dr. L. Wittmack

in dankbarer Verehrung

gewidmet

vom Verfasser.

Beiträge zur Kenntnis des Assimilationsgewebes und der Korkentwickelung armlaubiger Pflanzen

von Hermann Ross.

Die Assimilation, d. h. die Bildung von Kohlehydraten unter Abgabe von Sauerstoff, geht in allen chlorophyllhaltigen Zellen vor sich. In geringerer Menge findet sich Chlorophyll in gewissen Zellen und Geweben wie z. B. Haaren, vielen Epidermiszellen, Markstrahlzellen, Bastzellen etc., von denen man mit Sicherheit weiss, dass sie hauptsächlich anderen Funktionen dienen. Andere Gewebe zeigen dagegen durch den Reichtum an Chlorophyll, durch Lage und anatomischen Bau, dass die Assimilation ihre Hauptfunktion ist, und solches Gewebe bezeichnen wir als Assimilationsgewebe; Pick[1]) hat für dasselbe die Bezeichnung Chlorenchym eingeführt.

Da Licht und Luft die hauptsächlichsten Faktoren für die Assimilation sind, so befindet sich das Chlorenchym stets so weit als möglich gegen die Peripherie des betreffenden Organes vorgeschoben. In der Richtung, in welcher die Stoffableitung stattfindet, also besonders in der Richtung nach den Gefässbündeln hin, schliessen die Zellen des Assimilationsgewebes meist lückenlos aneinander, während sie auf den anderen Seiten mehr oder minder umfangreiche Intercellularräume zwischen sich lassen, welche vermittels der Spaltöffnungen mit der atmosphärischen Luft in Verbindung stehen.

Die Zellen des Assimilationsgewebes[2]) sind gewöhnlich mehrmals länger als breit, zuweilen schlauchförmig; in vielen Fällen sind dieselben rechtwinklig zur Oberfläche des Organs angeordnet und werden dann als Palissadenzellen bezeichnet. Der Häufigkeit wegen kann man diesen Fall wohl als den Typus des Assimilationsgewebes der höheren Pflanzen betrachten. Nur verhältnissmässig wenige

[1]) Pick, Beiträge zur Kenntnis des assimilierenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. Inaug.-Diss. Bonn, 1881.

[2]) Vergl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, VI. Abschnitt. Das Assimilationssystem.

Dikotylen (Elodea), einige Monokotylen (Galanthus, Gladiolus, Leucojum etc.), sowie die meisten Gefässkryptogamen haben nicht den typischen Bau. Ferner zeigen die Assimilationsgewebezellen auch bei den Schattenpflanzen oft isodiametrische Gestalt. Bei einigen Pflanzen, besonders ausgesprochen in den Laubblättern einzelner Coniferen, sind die Wände der Assimilationsgewebezellen verschiedenartig eingefaltet, um die Innenfläche der Zellhaut zu vergrössern und Platz für eine grössere Anzahl von Chlorophyllkörnern zu schaffen; derartige Zellen werden Armpalissadenzellen genannt.

Ueber die Ursachen der Längsstreckung der Palissadenzellen gibt es zwei sehr auseinandergehende Meinungen. Stahl,[1]) Pick,[2]) Schimper[3]) u. A. sehen das Licht als den wesentlichsten Faktor an, während Haberlandt[4]) nur „im Prinzip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege“ eine befriedigende Erklärung findet und dem Lichte, welches ausschliesslich die Entstehung des Assimilationsgewebes im allgemeinen veranlasst, keinen Einfluss auf die Gestalt der einzelnen Zellen einräumt. Heinricher[5]) bekennt sich zwar im allgemeinen für Haberlandts Auffassung, sagt aber an einer anderen Stelle, dass Letzterer dem Einflusse des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen der Assimilation eine zu geringe, Pick dagegen eine zu grosse Bedeutung beilege. Auch Volkens tritt in seiner kürzlich erschienenen neuesten Arbeit „Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste“ für einen grösseren Einfluss des Lichtes auf die Assimilationsgewebezellen als Haberlandt annimmt ein. Haberlandt führt in seiner letzten Arbeit[6]) über diesen Gegenstand eine Anzahl von Beispielen an, bei denen das Licht thatsäch-

---

[1]) Stahl, Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf die Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Ztg. 1880, p. 868.

[2]) Pick, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centbl. Bd. XI. p. 400.

[3]) Schimper Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Ztg. 1885, No. 47-49.

[4]) Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Pringsheims Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XIII. 1881.

[5]) Heinricher, Ueber isolateralen Blattbau. Pringsheims Jahrbücher XV.

[6]) Haberlandt, Ueber das Assimilationssystem. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Band IV. p. 206.

lich nicht die wesentlichste Ursache der Längsstreckung sein kann. Anderseits gibt es aber auch Fälle, welche wenigstens bei den typischen Palissadenzellen den Einfluss des Lichtes deutlich zeigen. Wenn wie gewöhnlich mehrere Schichten von Palissadenzellen vorhanden sind, so ist die äusserste derselben stets die am meisten langgestreckte. Ferner ist bemerkenswert, dass das im Stengel blattarmer Pflanzen befindliche Assimilationsgewebe in den äussersten Schichten oft aus sehr typischen Palissadenzellen besteht, welche nach innen zu allmählig in gewöhnliche mehr oder minder isodiametrische Rindenparenchymzellen übergehen [1]); solche Fälle können durch die Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege nicht genügend erklärt werden.

Auch die schon von Stahl eingehend beschriebene bedeutende Verschiedenheit im Bau der Sonnen- und Schattenblätter, welche besonders in der der Menge des Lichtes entsprechenden Ausbildung der Palissadenzellen liegt, spricht so deutlich für einen Einfluss des Lichtes, dass die vollständige Verneinung desselben unzulässig ist. Wahrscheinlich steht die Längsstreckung der in Rede stehenden Zellen zu beiden Faktoren, der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege und dem Lichte, in enger Beziehung; vermutlich überwiegt das erste Moment besonders in den den Leitungsgeweben zunächst liegenden Teilen, während der Einfluss des Lichtes sich besonders auf die der Oberfläche nahe liegenden Partien erstreckt.

Bei den normal beblätterten Dikotylen, deren Blattspreiten ungefähr horizontal stehen und deren Oberseiten somit wesentlich stärker beleuchtet werden, findet sich das Assimilationsgewebe entweder direkt unter der Epidermis der Oberseite, oder es ist mehr oder weniger vollständig durch ein mechanischen oder wasserspeichernden Zwecken dienendes Hypoderm von derselben getrennt. Der Rest des Mesophylls, besonders in der unteren Hälfte des Blattes, besteht meistens aus chlorophyllärmeren unregelmässigen

[1]) Vergl. weiter unten die Beschreibung des Assimilationsgewebes von Pelargonium tetragonum L'Hérit. und Polygala speciosa Sims.

Zellen, welche grössere Intercellularräume zwischen sich frei lassen; sie sind weniger der Assimilation, als dem Austritt des Verdunstungswassers angepasst (Schwammparenchym). Wegen des verschiedenen Baues der Ober- und Unterseite werden solche Blätter bifacial genannt. In dem Falle, dass die morphologische Unterseite des Blattes die besser beleuchtete ist, entwickelt sich auf dieser das Palissadenparenchym, während das Schwammparenchym die obere Hälfte des Blattes erfüllt; dieses kann durch Torsion des Blattstieles zu Stande kommen, wie z. B. bei Alstroemeria, Gynerium argenteum u. a., oder dadurch, dass die Blätter mit ihren Oberseiten dem Stengel mehr oder minder fest anliegen, wie es Caruel[1]) für Passerina, Magnus[2]) für die schuppenförmigen Blätter der durch Heterophyllie ausgezeichneten Melaleuca micromera Schauer und Warming[3]) für verschiedene Ericaceen beschrieben haben.

In den Fiederblättchen der die Sennesblätter liefernden Cassia-Arten findet sich auch auf der Unterseite eine Reihe sehr typischer Palissadenzellen,[4]) was wohl dadurch zu erklären ist, dass die Blättchen sich Abends und bei hoher Temperatur mit den Oberseiten aneinander legen und dann die Unterseiten einer intensiven Beleuchtung ausgesetzt sind.

Vertikal stehende Blätter, welche auf beiden Seiten annähernd gleich stark beleuchtet werden, führen dementsprechend auf beiden Seiten gleichmässig ausgebildetes Assimilationsgewebe. Heinricher hat solche Blätter sehr treffend isolateral genannt.

Bei runden aufrechten und somit von allen Seiten annähernd gleichmässig beleuchteten Blättern verläuft das Chlorenchym meistens ununterbrochen unter der Epidermis. In diesem Falle nennt man den Bau des Blattes zentrisch.

Die Blätter der Pflanzen trockener und heisser Klimate sind

---

[1]) Caruel, Nuovo Giornale botanico Ital. I. p. 194.

[2]) Magnus, Sitzungs-Berichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, Jahrgang 1887, No. 2.

[3]) Warming, Biologiske Optegnelser om groenlandske Planter. Botanisk Tidsskrift 15. B. 1. Hefte. 1885.

[4]) Vergl. Illustriertes Lexikon der Verfälschungen der Nahrungs- und Genussmittel etc. v. O. Dammer, Fig. 601. Querschnitt des Blattes von Cassia angustifolia.

meistens nur infolge besonderer Schutzvorrichtungen der Oberhaut, speziell der Spaltöffnungen, im Stande den extremen Temperaturen zu widerstehen. Gewöhnlich tritt aber unter solchen Vegetationsbedingungen eine Verminderung der transpirierenden Oberfläche ein. Es kann die sonst so umfangreiche Blattlamina unterdrückt werden, und der Blattstiel beherbergt dann das Assimilationsgewebe. Bisweilen ist derselbe blattartig verbreitert und wird dann Phyllodium genannt, z. B. bei vielen Acacia-Arten. Der Bau solcher Blattstiele ist im ersteren Falle zentrisch, im letzteren meistens isolateral.

Uebergänge finden sich auch hier. Bei Parkinsonia aculeata L. fallen in Palermo die zahlreichen kleinen Fiederblättchen beim Beginn des Hochsommers ab, während die etwa 5 mm. breite beiderseits mit ausgesprochenem Assimilationsgewebe versehene Rhachis noch einige Zeit erhalten bleibt. Die dreizähligen Blätter von Rubus australis Forst. sind sehr klein und hinfällig; sowohl der Blattstiel, wie auch die Stiele der Foliola sind sehr lang und führen sehr reichliches Chorenchym, welches nach dem zentrischen Typus angeordnet ist.

Wenn die trockene Jahreszeit sehr intensiv auftritt und lange währt, so entwickeln sich bisweilen die Blätter beim Beginn der Regenzeit und vertrocknen nach derselben sehr bald. In Gegenden mit ausgesprochenem Wüstencharakter werden besonders bei perennierenden Arten die Blätter auf kleine Schuppen reduziert oder gänzlich unterdrückt. Unter solchen Umständen, im ersteren Falle, wenn die Vegetationszeit der rasch vergänglichen Blätter eine zu kurze ist, im letzteren dagegen stets, muss sich an einer nicht minder günstigen Stelle ein den Lebensbedürfnissen der Pflanze genügendes Assimilationsgewebe ausbilden.

Dieses geschieht meistens in der Weise, dass sich die äusseren sonst meist chlorophyllarmen gewöhnlich collenchymatischen Zellschichten der Aussenrinde zu sehr chlorophyllreichen mehr oder minder typischen Palissadenzellen entwickeln.

Bisweilen sind solche Stengel flach und zeigen äussere Aehnlichkeit mit Blättern (Phyllocladien); dieselben sind entweder ausschliesslich Seitenzweige, welche früher oder später abfallen, wäh-

rend der Haupttrieb rundlichen Umfang zeigt z. B. Phyllanthus, oder alle Triebe sind in der Jugend flach und werden erst im Verlaufe des Dickenwachstums rund, z. B. Muehlenbeckia, Bossiaea, Carmichaelia.

In solchen Fällen verdrängt das Assimilationsgewebe mehr oder minder das sonst die Aussenrinde teilweise erfüllende mechanische Gewebe; dasselbe zieht sich dann entweder in das Innere des Stengels zurück und umgibt in kleineren Gruppen oder als Hohlcylinder den Gefässbündelkörper, oder es teilen sich die beiden Gewebe in die Peripherie, indem sie alternierende Längsstreifen bilden.

Einen besonders merkwürdigen Fall in bezug auf die Lage des Assimilationsgewebes beschreibt Pfitzer[1]) an der australischen Orchidee Bulbophyllum minutissimum F. v. Müll., einer der kleinsten bekannten Phanerogamen.

An dem etwa 5 mm. breiten und 5 cm. langen Rhizom entspringen in Abständen von 2 bis 3 mm. nach unten paarweise Wurzeln, während an diesen Stellen oben je eine kreisrunde höchstens 0,6 mm. dicke Scheibe dem Rhizom aufsitzt. Früher hielt man diese für ein Blatt, doch ist sie nach Pfitzers Untersuchungen eine Knolle. Auf der oberen Fläche einer solchen Knolle findet sich in der Mitte ein etwas vertiefter dunkler Punkt und neben demselben ein äusserst zartes 0,5 mm. langes Spitzchen von weisslicher Färbung; dasselbe wird aus einem sehr zarten Blättchen, dem bisweilen noch ein zweites ähnliches aber viel kleineres gegenübersteht, gebildet. Der mediane Längsschnitt durch eine Knolle zeigt, dass der in der Mitte der Oberseite gelegene dunkle Punkt einer etwa 0,1 mm. weiten Oeffnung entspricht, welche in einen ungefähr 0,5 mm. breiten und 0,1 mm. hohen Hohlraum führt, an dessen Unterfläche sich zahlreiche Spaltöffnungen finden, die an allen anderen Teilen der Knolle fehlen; Chlorophyll findet sich nur in dem unmittelbar unter den Spaltöffnungen gelegenen Gewebe.

---

[1]) Pfitzer, Ueber zwergartige Bulbophyllen mit Assimilationsgeweben im Innern der Knollen. Berichte der Deutschen Bot. Gesellschaft Bd. II. p. 472.

Wir haben es hier also, wo die Blätter ganz rudimentär sind, mit einem in der Knolle befindlichen und noch besonders geschützten Assimilationsgewebe zu thun.

Die äusserste Reduktion derjenigen Organe, welche sonst das Assimilationsgewebe beherbergen, tritt bei einigen epiphytischen Orchideen ein. Nach Schimper[1]) entbehrt der winzige von braunen Schuppen umhüllte Stamm von Aëranthes funalis G. Reich. vollständig der grünen Blätter. Die ein- bis zweimal jährlich in der trockenen Jahreszeit entstehenden Blütenachsen sind äusserst zart, tragen ausser der grossen gelben Blüte nur Blattrudimente und vertrocknen nach der Fruchtreife sehr bald. Die frei in der Luft hängenden Wurzeln bilden dagegen grosse oft mehrere Fuss lange Büschel und sind lebhaft grün gefärbt, da das Rindenparenchym derselben reich an Chlorophyll ist. Dieselben stellen somit das einzige für die Assimilation in Betracht kommende Organ dar. Aehnliches findet sich nach Pfitzer[2]) bei Sarcochilus usneoides Rchb., einigen blattlosen Vanilla- und mehreren Angraecum-Arten.

Das Assimilationsgewebe armlaubiger Pflanzen hat Pick[3]) eingehend beschrieben und experimentell die Funktion desselben nachgewiesen. Volkens[4]) erwähnt besonders in dem Abschnitte über Wüstenpflanzen zahlreiche interessante Einzelheiten des anatomischen Baues derselben und weist darauf hin, wie sehr derselbe von dem Standorte beeinflusst wird. Sehr ausführlich behandelt derselbe die Anatomie der Wüstenpflanzen in der kürzlich erschienenen „Flora der ägyptisch-arabischen Wüste". Schube[5]) hat dann noch einige neue Beispiele hinzugefügt. Obige Arbeiten beschränken sich jedoch auf die Untersuchungen junger Zustände und werden die durch das

[1]) A. F. W. Schimper, Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Centralblatt, Band XVII. (1885) p. 255.

[2]) Pfitzer, Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen.

[3]) Pick, Beiträge zur Kenntnis des assimilierenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. Inaug.-Diss. Bonn, 1881.

[4]) Volkens, Beziehungen zwischen anatomischem Bau- und Standort. Jahrbuch des Königlichen Botanischen Gartens zu Berlin. Band III, p. 1.

[5]) Th. Schube, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie blattarmer Pflanzen. Inaug.-Diss. Breslau, 1885.

Dickenwachstum verursachten Veränderungen, sowie die Entwickelung des Periderms wenig oder garnicht berücksichtigt.

An Organen mit ergiebigem Dickenwachstum wird die Epidermis, welche demselben meist nicht Folge leistet, sehr bald durch Korkgewebe ersetzt. Letzteres vermag durch radiale Teilungen im Phellogen entsprechend der Zunahme an Umfang sich tangential zu verbreitern. Die ausgebildeten stets in mehreren Lagen vorhandenen Korkzellen (Periderm im engeren Sinne) gewähren den darunter liegenden Geweben in weit höherem Masse Schutz, als die einschichtige nur auf der Aussenseite verkorkte Epidermis.

Sanio[1]) hat nachgewiesen, dass sich an fast allen ausdauernden oberirdischen Stengeln der Dikotylen und einiger Monokotylen gegen Ende der ersten Vegetationsperiode ein ununterbrochen um den Stengel verlaufendes Korkgewebe entwickelt. Dasselbe entsteht meistens aus der ersten subepidermalen Rindenschicht, seltener aus tieferen Rindenpartien oder aus der Epidermis selbst. Die Teilungen der Korkmutterzelle erfolgen sehr gesetzmässig.

Im Laufe der Zeit sind die Resultate der Untersuchungen von Sanio durch zahlreiche Arbeiten grösstenteils bestätigt, verallgemeinert und vielfach erweitert worden.

Viscum album L. bildet nach Mohl[2]) überhaupt kein Periderm. Bei Acer striatum Dur.[3]) ist an 40 und mehr Jahre alten fussdicken Stämmen die lebende und dem Dickenwachstum folgende Epidermis noch grösstenteils erhalten. An den Stämmen von Ilex-Arten, Aristolochia Sipho L'Hérit, den immergrünen Jasminen u. s. w. bleibt die Epidermis trotz ausgiebigen Dickenwachstums wenigstens einige Jahre unversehrt erhalten; in solchen Fällen ist die Epidermis gewöhnlich stark entwickelt. Bei Evonymus verrucosus L. bilden sich in den ersten Jahren nur Korkwarzen. Bei

---

[1]) C. Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelung und den Bau des Korkes. Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Bot. Band II. p. 39.

[2]) Mohl, Bot. Zeitung, 1849, p. 593.

[3]) Vergl. de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane etc. p. 551 und 573.

Evonymus alatus Dur. bildet der Kork schon an einjährigen Zweigen gegenüberstehende bis 5 mm lange Flügel, welche mit den Seitenästen alternieren und sich über ein oder zwei Internodien erstrecken; die Epidermis und die chlorophyllreiche Aussenrinde bleiben zwischen den Korkflügeln unversehrt erhalten.

Citrus-Arten, Bosea Yervamora L, Cocculus laurifolius DC., Phytolacca decandra L., zeigen anfangs Längslinien von Kork, welche aber unregelmässig über die Stammoberfläche verteilt sind und sich meistens bald miteinander vereinigen.

Wenn sich an den Stengeln derjenigen Pflanzen, welche wegen geringer Entwickelung der Laubblätter bezüglich der Assimilation auf das in der Aussenrinde der Stengel befindliche Chlorenchym notwendig angewiesen sind, die Korkentwickelung in derselben Weise stattfände wie bei reichbeblätterten Pflanzen, so würde dadurch alljährlich sämtliches Assimilationsgewebe ganz zerstört oder stark verkümmert werden, denn wenn das Periderm sich ausserhalb desselben entwickelt, wird der Zutritt von Licht und Luft sehr erschwert; wenn es sich aber innerhalb des Assimilationsgewebes bildet, muss letzteres wegen der Unterbrechung des Saftverkehrs vertrocknen. Das Assimilationsgewebe wäre bei solchen Pflanzen also auf die jährlich neugebildeten Organe beschränkt, deren Oberfläche jedoch in den meisten Fällen nicht genügend umfangreich ist, um dem Bedürfnis zu genügen.

Sanio[1]) beschreibt die abweichende Korkentwickelung von Casuarina torulosa Ait. Diese Angaben, welche ich im allgemeinen bestätigen kann, bedürfen jedoch der Erweiterung, und komme ich auf dieselben weiter unten eingehend zurück. Dieses ist die einzige mir bekannte Angabe über die Entwickelung des Periderms an den Stengeln armlaubiger Pflanzen.

Im Nachfolgenden werde ich das Assimilationsgewebe armlaubiger Pflanzen für eine Reihe von Beispielen aus den verschiedensten Familien näher beschreiben und zeigen, in welcher Weise die Peridermbildung in solchen Fällen vor sich geht.

[1]) Sanio, l. c.

Zuerst behandele ich die Pflanzen mit kreisförmigem Stengelquerschnitt, dann solche mit abgeplattetem und schliesslich diejenigen, deren Stengel Rillen oder Furchen aufweisen.

Spartium junceum L.

Dieser im Mittelmeergebiete so häufige Strauch entwickelt an den jungen Trieben stets einige Blätter, welche jedoch bald abfallen. Die jungen lebhaft grün gefärbten Stengel zeichnen sich durch verhältnismässig grossen Umfang aus. Das Mark ist in ihnen besonders stark entwickelt. Der Stengelquerschnitt ist kreisrund und zeigt folgende Anordnung der verschiedenen Gewebe. (Vergl. Fig. 1.)

An die mit einer dicken Cuticula versehene Epidermis schliessen sich je nach der Dicke des Stengels etwa 20 bis 40 alternierende Längsstreifen von Assimilationsgewebe und von Stereidengruppen an. Die ersteren bestehen aus 6 bis 8 tangentialen Lagen sehr chlorophyllreicher typischer Palissadenzellen und sind von innen her von einer Schicht sehr grosser chlorophyllfreier isodiametrischer Parenchymzellen scharf begrenzt. Pick[1]) bezeichnet diese augenscheinlich der Ableitung der Assimilationsproducte dienende Schicht als „Chlorenchymscheide“; der Kürze und Deutlichkeit wegen ziehe ich diese Bezeichnung anderen vor. Die Stereidengruppen sind weniger umfangreich als die Chlorenchymgruppen; sie bestehen aus zwei durch eine Schicht weiterer Parenchymzellen getrennten Bündeln, von denen das subepidermale im Querschnitt rundliche Gestalt hat, während das Innere ungefähr ∧ ähnlichen Umriss zeigt und sich bis gegen das Leptom erstreckt; ausserdem finden sich zwischen je zwei Hauptbündeln kleinere Gruppen zwischen der Chlorenchymscheide und dem Leptom. Die einzelnen Zellen sind ausserordentlich lang, prosenchymatisch, und ihre Wände gewöhnlich bis zum Verschwinden des Lumens verdickt; sie gehören also zu Schwendeners Stereiden, Bastzellen, de Barys Sclerenchymfasern. Bemerkenswert ist an denselben, dass die üblichen Holz-

[1]) H. Pick, Beiträge zur Kenntnis des assimilierenden Gewebes armlaubiger Pflanzen.

stoff-Reagentien nur an der äusseren Schicht der Wände die bekannten Färbungen hervorrufen, während die inneren Schichten z. B. durch Chlorzinkjod rot, durch Anilinsulfat, Phloroglucin und Salzsäure garnicht gefärbt werden.

Die subepidermalen Stereidengruppen grenzen entweder direkt an das Chlorenchym oder die Chlorenchymscheide erstreckt sich zwischen beiden bis zur Epidermis und umgibt dann den Chlorenchymstreifen vollständig.

Spaltöffnungen sind zahlreich vorhanden und liegen nur wenig vertieft; wie immer in solchen Fällen finden sie sich nur vor den Assimilationsgewebestreifen.

Dieser Zustand der Aussenrinde verbleibt unter günstigen Lebensbedingungen mehrere Jahre hindurch ohne wesentliche Veränderungen; das Dickenwachstum ist während der ersten Jahre allerdings nicht sehr ergiebig. Beim Beginn der Korkentwickelung treten die ersten Teilungen in den Parenchymzellen zwischen den subepidermalen und inneren Stereidengruppen auf und setzen sich nach beiden Seiten bogenförmig nach aussen zu bis an die Epidermis fort. In dem Falle, dass die Chlorenchymscheide sich bis an die Epidermis erstreckt, werden meistens deren Zellen zu Korkinitialen; grenzt dagegen das Chlorenchym direkt an die Stereidengruppen, so erfolgen die Teilungen in den benachbarten Zellen des Assimilationsgewebes. Die Teilungsfolge ist zentrifugal-intermediär.

Die subepidermalen Stereidengruppen sind nun von innen her halbmondförmig von einem Korkstreifen umgeben und werden im Laufe der Zeit, wenn infolge fortgesetzten Dickenwachstums eine tangentiale Streckung des bogenförmigen Periderms erfolgt, gewissermassen als Schuppenborke abgeworfen. Es wechseln dann schon äusserlich sehr deutlich wahrnehmbare grüne Chlorenchym- und gelbe Korkstreifen miteinander ab. Die letzteren, welche im Querschnitte auf den ersten Blick einige Aehnlichkeit mit Lenticellen haben, sind meistens nicht regelmässig über die Stengeloberfläche verteilt und auch von sehr verschiedener Länge und Breite; sie treten wahrscheinlich überall dort auf, wo ein Zerreissen der Epidermis nahe bevorsteht. Durch radiale Teilungen der Phellogenzellen ver-

breitern sich die Peridermstreifen dem Dickenwachstum entsprechend. Das Assimilationsgewebe erleidet während dieser Vorgänge nur geringe oder gar keine Veränderungen und kann somit ungestört funktionieren. Infolgedessen verbleiben auch die unter dem letzteren gelegenen Rindenpartien nahezu in ihrer ursprünglichen Beschaffenheit, während die unter den Peridermstreifen befindlichen Rindenzellen entsprechend tangential gestreckt werden und zahlreiche Teilungen erleiden.

Unter fortgesetzt günstigen Lebensbedingungen bleiben diese Längsstreifen von Korkgewebe mehrere Jahre hindurch erhalten. Auf dem Vesuv sah ich Stämme von Spartium von etwa 10 cm Umfang, welche nur Längsstreifen von Kork zeigten. Schliesslich vereinigen sich aber die einzelnen Streifen miteinander, indem die Zellen der ersten subepidermalen Schicht des Chlorenchyms zu Korkinitialen werden. Das in den Assimilationsgewebezellen bis dahin so reichlich vorhandene Chlorophyll verschwindet beim Beginn der Korkbildung in denselben; dieser Umstand zeigt deutlich, dass das Periderm die Assimilation sehr erschwert oder gänzlich verhindert.

Ganz besonders auffällig ist der Einfluss, den ein ungünstiger Standort und ungeeignete Lebensbedingungen auf das Assimilationsgewebe und die normale Peridermbildung ausüben. Ein im Botanischen Garten zu Palermo befindliches Exemplar, welches von den alten grossen Bäumen stark beschattet wird, zeigt schon frühzeitig wundkorkartige Bildung fast an der ganzen Oberfläche des Stengels, wodurch die oben beschriebene normale Korkentwickelung, welche ich an wildwachsenden Exemplaren stets beobachtete, meistens unmöglich wird. Dasselbe tritt in noch höherem Masse bei den bei uns in den Gewächshäusern kultivierten Exemplaren auf. Da eine entsprechend bedeutendere Ausbildung der Blätter, welche in solchen Fällen notwendig zur Erhaltung wäre, nicht stattfindet, hat diese vorzeitige Zerstörung des Assimilationsgewebes sehr oft einen frühen Tod der Pflanzen zur Folge.

Das von mir benutzte Material sammelte ich auf dem Vesuv und an verschiedenen Punkten Siziliens.

Polygonum.

Viele Arten der Gruppe Avicularіae, z. B. Polygonum equisetiforme Sibth. Sm., P. controversum Guss, P. Bellardii All. u. a. sind durch blattarme Stengel ausgezeichnet. Die Anordnung der Gewebe in der Aussenrinde der Stengel ist eine ähnliche wie bei Spartium. Subepidermale Stereidengruppen trennen die einzelnen Längsstreifen von Assimilationsgewebe, oder wenn die ersteren weniger umfangreich sind, hängen die Chlorenchymstreifen miteinander zusammen. Bemerkenswert ist, dass die Spaltöffnungen an diesen Stengeln quer zur Längsachse stehen. Korkbildungen kommen bei den einjährigen Arten meistens garnicht, bei den ausdauernden nur am Grunde der Stengel vor, da die übrigen Teile frühzeitig absterben.

Ephedra.

Die entweder völlig blattlosen oder nur schuppenförmige Blätter tragenden Stengel sind nahezu drehrund. Die Zellen des in der Aussenrinde befindlichen Assimilationsgewebes sind in den äussersten Schichten meistens typisch palissadenförmig, werden aber nach innen zu immer rundlicher; da ihr Chlorophyllgehalt nach und nach abnimmt, besteht hier keine scharfe Grenze des Chlorenchyms. Zahlreiche kleine Stereidenbündel befinden sich in der Aussenrinde; ein Teil derselben, im Querschnitt aus etwa je 6 bis 8 Zellen bestehend, schliesst sich direkt an die Epidermis an, andere ebenfalls nur wenig umfangreiche Bündel liegen tiefer im Inneren der Aussenrinde entweder zerstreut oder mehr oder minder regelmässig angeordnet. Grössere Gruppen mechanischer Zellen sind dem Gefässbündelkörper vorgelagert.

In den ersten Jahren ist das Dickenwachstum nur wenig ergiebig, und es bleiben Rinde und Epidermis deshalb unversehrt erhalten. Das Periderm geht schliesslich aus einer der innersten Schichten der Aussenrinde hervor und setzt sich entweder gleichmässig um den ganzen Stengel herum fort oder beschränkt sich auf einen Teil desselben, meistens auf die dem Lichte abgewendete Seite. Die ausserhalb des Korkes befindlichen Gewebe vertrocknen wegen der Unterbrechung des Saftverkehrs sehr bald. Wenn das

Periderm nur an einer Seite auftritt, so biegt es an den Enden meist rechtwinklig um und setzt sich quer durch die Aussenrinde bis zur Epidermis fort; der nicht vom Korke berührte Teil zeigt keine Veränderungen und funktioniert unbehindert weiter, bis auch dort Periderm auftritt.

Polygala speciosa Sims.

Dieser am Kap einheimische Strauch ist bei uns während des ganzen Jahres reich beblättert; dennoch ist in der Aussenrinde ein ausgesprochenes Assimilationsgewebe entwickelt. Diese doppelte Ausbildung von Chlorenchym ist jedenfalls auffällig; vielleicht verhält sich die Pflanze in ihrem Vaterlande anders als in unserem Klima.

Das Assimilationsgewebe verläuft, da sich hier keine subepidermale Stereidengruppen finden, ununterbrochen um den Stengel. Die mechanischen Zellen bilden kleine dem Leptom vorgelagerte Bündel. Die äusseren Schichten des Chlorenchyms sind sehr ausgeprägte Palissadenzellen; die Zellen der inneren Schichten werden nach und nach kürzer und chlorophyllarmer und gehen schliesslich allmählich in das gewöhnliche Rindenparenchym über.

Epidermis und Rinde bleiben mehrere Jahre erhalten, was schon äusserlich durch die lebhaft grüne Farbe der Stämme deutlich hervortritt. Kork bildet sich meistens in unregelmässig über die Oberfläche verteilten Längslinien, welche sich erst nach einer Reihe von Jahren zu einem zusammenhängenden Periderme vereinigen.

Alle anderen untersuchten strauchartigen Polygala-Arten führen kein Chlorenchym im Stengel und entwickeln schon im ersten Jahre ein ununterbrochenes Korkgewebe.

Pelargonium tetragonum L'Hérit.

Ebenfalls am Kap einheimisch. Die saftig grünen Stengel sind vierkantig und tragen nur wenige Blätter. Die Epidermis ist zweischichtig; die zahlreichen Spaltöffnungen liegen etwas vertieft und sind durch eine wallartige Erhebung der benachbarten Zellen der Epidermis geschützt. Die Stereiden bilden einen den Gefäss-

bündelkörper umgebenden Hohlcylinder, in welchem sich einzelne unverdickte Zellen zum Zwecke des Saftverkehrs finden.

Das Assimilationsgewebe erfüllt somit die ganze Aussenrinde; die äusseren Zellschichten sind wiederum typische Palissadenzellen; weiter nach innen zu verlieren dieselben bald die langgestreckte Form, werden chlorophyllarmer und gehen allmählich in sehr grosszelliges Rindenparenchym über.

In Palermo bildet sich Kork an diesen Stengeln nicht; dieselben sterben nach wenigen Jahren ab und werden durch zahlreiche neue Triebe ersetzt. An Exemplaren unserer Gewächshäuser tritt bisweilen schon an jungen Stengeln Wundkork in solchen Mengen auf, dass fast die ganze Stengeloberfläche davon bedeckt ist und infolgedessen die Assimilation sehr beeinträchtigt wird.

Solanum triquetrum Cav.

Obwohl diese Pflanze ebenfalls ziemlich reich beblättert ist, findet sich ein ausgesprochenes Assimilationsgewebe in der Aussenrinde des Stengels, welches mit Ausnahme der etwas vorspringenden collenchymatische Zellen führenden Kanten sich direkt an die Epidermis anschliesst und ununterbrochen um den Gefässbündelkörper verläuft.

Die ersten Korkbildungen treten stets in Form von Längslinien auf, welche erst im Laufe der Zeit miteinander verschmelzen.

Russelia.

Die Blätter der meisten Arten sind zu kleinen Schuppen verkümmert. Die Aussenrinde des Stengels ist chlorophyllreiches Parenchym. Kork bildet sich gewöhnlich erst nach mehreren Jahren und dann meistens in Form von Längsstreifen.

Jasminum.

Die Stengel der armlaubigen Arten führen Assimilationsgewebe; die Kanten des Stengels springen mehr oder minder stark hervor und werden von Stereiden ausgefüllt. Der anfänglich in Längslinien auftretende Kork entsteht in den flachen Einbuchtungen zwischen den Kanten.

Colletia.

Da die Blätter sehr rasch vergänglich sind, ist die Pflanze auf das in der Aussenrinde des Stengels befindliche Chlorenchym angewiesen, welches aus wenig langgestreckten sehr chlorophyllreichen Palissadenzellen besteht und ununterbrochen unter der Epidermis verläuft. Die Epidermis bleibt unter günstigen Lebensbedingungen mehrere Jahre hindurch erhalten, und wenn sich Periderm bildet, bleibt es oft auf eine Seite oder auf einzelne Partien der Stengeloberfläche beschränkt.

Statice cordifolia Guss.

Die Blätter dieser bei Palermo häufigen Art vertrocknen schon im Mai oder Juni, während die Blüten sich erst im Juli und August entfalten. Die sehr zahlreichen vielfach verzweigten Blütenschäfte führen reichliches aus typischen Palissadenzellen bestehendes Assimilationsgewebe. Gegen Ende des Sommers vertrocknen dann alle oberirdischen Teile der Pflanze.

Bei vielen einjährigen oder unterirdisch ausdauernden Pflanzen, welche nur wenig Blätter entwickeln, findet sich mehr oder minder ausgesprochenes Assimilationsgewebe im Stengel, z. B. Bupleurum junceum L., Chondrilla juncea L., Scrophularia canina L., Ruta-Arten, Foeniculum piperitum DC., Coronilla juncea L. u. s. w.; Kork entwickelt sich an solchen Stengeln nur in geringem Masse oder gar nicht.

Baccharis.

Ein Teil dieser amerikanischen Compositen-Gattung ist blattarm oder blattlos; in solchen Fällen trägt der Stengel meistens 3, 5 oder mehr sogenannte Flügel, welche Anhänge der Aussenrinde sind und fast ausschliesslich von Assimilationsgewebe ausgefüllt werden. Kork entsteht meistens erst nach einigen Jahren; er geht aus der ersten subepidermalen Rindenschicht des Stengels hervor, setzt sich unter den Flügeln gleichmässig fort und bildet einen geschlossenen Ring. Die ausserhalb desselben befindlichen Gewebe sterben darauf sehr bald ab.

Bossiaea.

Bei vielen Arten dieser in Australien einheimischen Leguminosen-Gattung sind die Blätter nur in geringem Masse entwickelt, bisweilen sogar auf winzige Schuppen reduziert. In solchen Fällen sind die mit Assimilationsgewebe ausgestatteten Stengel meistens flach und von auffallender Breite.

Der Querschnitt eines jungen flachen Stengels zeigt folgende Einzelheiten. An die an Spaltöffnungen sehr reiche einschichtige Epidermis schliesst sich das aus 2 bis 3 Schichten wenig ausgeprägter Palissadenzellen bestehende Assimilationsgewebe an. Hierauf folgen die in gewissen Abständen verteilten Gefässbündel, welche auf der Aussenseite einen starken Belag von Stereiden haben. Das Mark zeigt den Umrissen des Stengels entsprechend im Querschnitte eine schmale sehr langgezogene Form.

Die in der Mitte des Stengels gelegenen Gefässbündel verschmelzen sehr bald vermittels Interfascicularkambiums, und die Verdickungszone entfaltet darauf eine ergiebige Thätigkeit. Infolgedessen nimmt der Gefässbündelkörper nach und nach zu und erhebt sich wie die Mittelrippe eines Blattes, während zu beiden Seiten die primäre Anordnung der Gewebe erhalten bleibt.

In den Diagnosen werden derartige Stengel ebenfalls als „geflügelt“ bezeichnet; anatomisch sind die Flügel, welche Gefässbündel und Mark führen, sehr verschieden von den bei Baccharis beschriebenen, welche nur Anhänge der Aussenrinde sind.

Von der Mitte nach den Seiten fortschreitend vereinigen sich mittels Interfascicularkambiums nach und nach die je nächst liegenden Bündel mit dem mittleren Gefässbündelkörper; letzterer nimmt somit allmählich zu, während die flügelartigen Teile des Stengels immer geringer werden.

Bis dahin sind die vereinigten Gefässbündel der beiden Seiten des Stengels durch die an den Ecken liegenden noch nicht im Dickenwachstum begriffenen Gefässbündel getrennt; erst nachdem sich diese Bündel mit den übrigen vereinigt haben, bildet der Gefässbündelkörper und somit auch das Kambium einen geschlossenen Ring.

In der Mitte des flachen Stengels begann die Thätigkeit des

Kambiums, dort ist denn auch der Holzkörper am stärksten und nimmt nach beiden Seiten zu allmählig ab, wodurch die Abrundung des Stengels bedingt wird. Das Mark behält während dieser Vorgänge seine längliche Gestalt bei.

Nach der Abrundung des Stengels ist das Assimilationsgewebe noch vollkommen erhalten und funktioniert weiter, bis Korkbildungen dasselbe zerstören. Letztere treten je nach den Lebensbedingungen auf, in den Gewächshäusern oft schon nach kurzer Zeit, im Vaterlande wahrscheinlich erst nach einer Reihe von Jahren.

Die Vorteile, welche der eigentümliche Bau der jungen Stengel im Zusammenhange mit der aussergewöhnlichen Art und Weise des Dickenwachstums der Pflanze darbietet, scheinen mir folgende zu sein. Die in der Jugend flachen auffallend breiten Stengel bieten mehr Oberfläche für das Assimilationsgewebe dar als runde Sprosse. Durch Abrundung flacher Organe wird der Inhalt derselben bedeutend vergrössert, in unserem Falle also Raum geschaffen für die neu entstehenden leitenden und mechanischen Gewebe, ohne dass dabei die primäre Rinde mit dem Assimilationsgewebe zerstört wird.

Ein junger Stengel ist durchschnittlich 5 mm. breit und 1 mm. dick; der Umfang beträgt, da sich die Kanten allmählich zuschärfen, etwa 10 mm. und der Querschnitt ist ungefähr 5 qmm. Nach der Abrundung ist der Umfang nur wenig grösser geworden, etwa 12 mm. Nehmen wir an, der Querschnitt wäre nun ein Kreis geworden, so kann man aus dem Umfange den Radius und den Flächeninhalt desselben berechnen. Der Umfang ist $2\ r\ \pi$; setzen wir für π abgerundet 3, so ist der Radius 2 mm.; der Flächeninhalt ist $r^2\ \pi = 12$ qmm., gegenüber 5 qmm. bei dem flachen Stengel.

Auch in bezug auf die Festigkeit bietet die Abrundung wesentliche Vorteile, indem flache Organe dem Winde eine grössere Angriffsfläche darbieten und daher eine bedeutend grössere Menge mechanischer Elemente bedürfen als runde Stengel.

Carmichaelia australis R. Br.

Carmichaelia verhält sich im allgemeinen ähnlich wie die soeben beschriebenen Bossiaea-Arten. In dem aus fast isodiametrischen

Zellen bestehenden Assimilationsgewebe finden sich jedoch zahlreiche Stereidengruppen. Grössere von ⅄-förmiger Gestalt liegen vor den Gefässbündeln und erstrecken sich bis fast an die Epidermis; zwischen diesen Gruppen finden sich nahe der Epidermis kleinere Bündel. Im Laufe der Zeit runden sich dann in ähnlicher Weise wie bei Bossiaea die anfänglich flachen Stengel ab. Die Grenze zwischen dem mittleren Teile derselben, dessen verschmolzene Gefässbündel bereits merkliches Dickenwachstum entwickelt haben, und den seitlichen Partien, welche sich noch in dem wenig veränderten oder ursprünglichen Zustande befinden, ist hier nicht so scharf wie bei jenen. Das Mark behält auch hier eine Zeit lang seine schmale langgestreckte Gestalt bei. Das Periderm geht aus der ersten subepidermalen Rindenschicht hervor und tritt zunächst in Form von Längslinien auf.

Muehlenbeckia platyclados Ferd. v. Müll.[1])

Eine Polygonacee Australiens, deren wenige Blätter sehr hinfällig sind. Die jungen Stengel sind stets flach und bei normaler Entwickelung etwa 15 bis 18 mm. breit. Das Assimilationsgewebe besteht aus 3 bis 4 Lagen wenig langgestreckter chlorophyllreicher Palissadenzellen und bildet eine Anzahl von Längsstreifen. Letztere werden von Stereidengruppen begrenzt, welche von der Epidermis ausgehend von innen her vollkommen das Chlorenchym umgeben. Wie immer in solchen Fällen, wo schlecht leitende Gewebe den Saftverkehr erschweren, finden sich in denselben einzelne garnicht oder nur wenig verdickte Zellen, „Durchlasszellen“, welche von Tschirch eingehend beschrieben worden sind; sie finden sich besonders in der Nähe der Gefässbündel.

Normale Korkbildung findet an den jungen Stengeln meistens nicht statt. Im Laufe der Zeit runden sich dieselben dann ab; jedoch ist hier wiederum keine scharfe Grenze zwischen dem im Dickenwachstum befindlichen Teile und dem in ursprünglicher Beschaffenheit verbliebenen. Es hängt dieses damit zusammen, dass

[1]) Vgl. Tschirch, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. II. p. XXVIII.

der Gefässbündelkörper in der Mitte des Stengels sich nicht so bedeutend vergrössert, also auch nicht direkt die Abrundung des Stengels verursacht wie bei Bossiaea. Das anfänglich im Querschnitte sehr langgezogene Mark wird während der Abrundung nach und nach ausgedehnt und erhält rundliche Gestalt. Es scheint in diesem Falle kein so grosses Bedürfnis an Leitungsgewebe vorhanden zu sein, so dass hier vielleicht die Festigkeit des Stengels eine der wesentlichsten Ursachen der Abrundung bildet.

Das Assimilationsgewebe bleibt während dieser Vorgänge und meistens auch noch längere Zeit nachher unverletzt erhalten, da Korkbildungen gewöhnlich erst nach einer Reihe von Jahren in Form von unregelmässigen Längslinien und oft nur lokalisiert auftreten.

Phyllanthus.

Bei den Phyllanthus-Arten sind die flachen blattähnlichen Kurztriebe die Träger des Assimilationsgewebes, während die im Querschnitte rundlichen Langtriebe den typischen Bau der Stammorgane zeigen. Die Phyllocladien fallen nach einer Reihe von Jahren ab und entwickeln überhaupt keine Peridermbildungen. Die Langtriebe dagegen, welche kein Assimilationsgewebe in der Aussenrinde führen, bilden sehr früh Kork, dessen Zellen ihrer Grösse wegen auffällig sind.

Sarothamnus vulgaris Scop.

Der in Mittel-Europa sehr verbreitete Besenginster findet sich besonders an trockenen oft sehr sonnigen Standorten. Das in den Blättern vorhandene Assimilationsgewebe scheint den Bedürfnissen der Pflanze nicht zu genügen, denn es findet sich auch im Stengel ausgesprochenes Assimilationsgewebe. Ein junger Stengel zeigt der Blattstellung entsprechend fünf vorspringende Kanten und zwischen diesen tiefe Furchen. Der Querschnitt desselben stellt dementsprechend einen ziemlich regelmässigen fünfstrahligen Stern dar. An den Enden der fünf Strahlen liegen Stereidengruppen direkt unter der Epidermis; im übrigen erfüllt das aus kurzen chlorophyllreichen Palissadenzellen bestehende Assimilationsgewebe die Aussenrinde. Infolge des Dickenwachstums werden die Einbuch-

tungen nach und nach verflacht, und es bilden die innersten Teile derselben schliesslich nahezu ebene Flächen; die Palissadenzellen erleiden dabei oft bedeutende tangentiale Streckungen, und bisweilen treten auch Teilungen in denselben auf. Die Entwickeluug des Korkes beginnt etwa in der Mitte der Stengelflächen und erstreckt sich anfangs nur bis an die vorspringenden Enden der Strahlen Letztere sind meistens noch an mehrjährigen Stengeln lebhaft grün und führen unverändertes Assimilationsgewebe, welches unbehindert funktioniert, da sich Spaltöffnungen über demselben reichlich finden, und es in ununterbrochener Verbindung mit den Leitungsgeweben steht. Diese Reste des Chlorenchyms bleiben in Thätigkeit, bis sich das Periderm auch über die Kanten erstreckt hat.

Genisteen.

Genista monosperma Lam. Der Stengel zeigt eine grosse Anzahl feiner Rillen, die auf dem Querschnitte als Einbuchtungen erscheinen, um welche herum das Assimilationsgewebe gelagert ist. Dasselbe besteht aus sehr chlorophyllreichen aber meist nur wenig langgestreckten Palissadenzellen und ist von einer sehr ausgeprägten Chlorenchymscheide umgeben. Die schon ohnehin am Eingange sehr engen Einbuchtungen, in deren Grunde die Spaltöffnungen liegen, sind auch noch von zahlreichen weit hervorragenden Haaren erfüllt. Zwischen je zwei Buchten liegen T oder I ähnliche Stereiden. gruppen, welche von der Epidermis durch einige kleine unverdickte Zellen getrennt sind und nach innen zu sich bis an das Leptom erstrecken.

Beim Beginn des Dickenwachstums werden zunächst, ähnlich wie bei Sarothamnus, die Einbuchtungen nach und nach verflacht, sodass ein etwas älterer Stengel nur einen stark gewellten Querschnitt zeigt. Die auf diese Art erreichte Vergrösserung des Umfanges ist sehr bedeutend und genügt bei nicht zu starkem Dickenwachstum für einige Zeit.

Die Peridermbildung beginnt stets im Grunde der ehemaligen Einbuchtungen; die Zellen der ersten subepidermalen Schicht des Chlorenchyms, seltener die der Epidermis, werden zu Korkinitialen.

Der Umfang des Periderms ist anfangs gering, indem es sich nur auf den mittleren Teil des Assimilationsgewebe-Streifens erstreckt, während zu beiden Seiten Reste desselben, welche in der ersten Zeit gar keine oder nur geringe Veränderungen erleiden, erhalten bleiben.

Aeusserlich nimmt man dann alternirende gelbbraune und grüne Streifen wahr; die ersteren sind Kork, die letzteren bestehen aus den unveränderten Stereidengruppen und den immerhin nicht unbeträchtlichen Resten des Assimilationsgewebes zweier benachbarter Einbuchtungen. Erst nach längerer Zeit erstrecken sich die Korkstreifen auch über die Reste des Chlorenchyms und vereinigen sich dann ausserhalb, sehr selten innerhalb der Stereidengruppen.

Retama Retam Webb. Von diesem Charakterstrauche der nördlichen Sahara und des angrenzenden Mittelmeergebiets erhielt ich reichliches Material, besonders ältere mehrjährige Zweige, durch die Freundlichkeit der Herren Professor Dr. Ascherson und Dr. Volkens.

Die jungen Zweige (Fig. 2) zeigen im allgemeinen eine ganz ähnliche Anordnung der Gewebe der Aussenrinde wie Genista monosperma, doch sind die in den Einbuchtungen reichlich vorhandenen Haare bedeutend kürzer und ragen aus denselben nicht hervor. Bisweilen sind einzelne Zellen der Chlorenchymscheide oder der benachbarten Rindenpartien sklerotisiert; im Laufe der Zeit tritt dieses bei einer sehr grossen Zahl der Zellen des Assimilationsgewebes auf, und wird auf diese Art das mechanische System des Stengels wesentlich verstärkt. Die Korkbildung (Fig. 3) geht in derselben Weise wie bei der vorigen Art vor sich.

Die meisten armlaubigen Genisteen verhalten sich ganz ähnlich in bezug auf die Anordnung der Rindengewebe. Das Periderm entwickelt sich dementsprechend auch in derselben Weise, und finden sich bei einigen Arten nur unwesentliche Eigentümlichkeiten; so sind z. B. bei Genista aetnensis D. C. die Wände der verkorkten Zellen sehr stark verdickt.

Nur bei **Genista radiata Scop.** beobachtete ich eine wesentliche Abweichung in der Entwickelung des Korkgewebes, obwohl Bau

und Anordnung des im Stengel befindlichen Assimilationsgewebes ganz analog denen der vorigen Arten sind.

Die engen Einbuchtungen werden nur wenig verflacht; dann entwickelt sich stets schon im ersten Jahre gegen Ende der Vegetationsperiode ein ununterbrochener Peridermring aus einer der innersten Schichten der Aussenrinde. Noch vor Eintritt des Winters erreicht dasselbe eine beträchtliche Dicke und sind die eigentlichen Peridermzellen durch starke Wände ausgezeichnet. Infolgedessen stirbt hier schon im ersten Jahre das gesamte im Stengel befindliche Assimilationsgewebe ab. Da die Pflanze im Frühjahr zahlreiche kleine Blätter entwickelt, hat das Chlorenchym des Stengels wohl nicht die Bedeutung wie in den anderen Fällen. Wahrscheinlich übt auch der Standort einen Einfluss auf die Peridermbildung aus. Genista radiata steigt bis in die subalpine Region und ist somit im Winter längere Zeit hindurch niederen Temperaturen ausgesetzt. Wie die gewöhnlich abgestorbenen korklosen Spitzen der überwinterten Pflanzen zur Genüge zeigen, können ungeschützte Stengelteile meistens nicht den schädlichen Einflüssen des Klimas widerstehen.

Der eigentümliche Bau der jungen Stengel von Genista monosperma und Verwandten bietet zunächst der Pflanze den Vorteil, dass die Spaltöffnungen und das Assimilationsgewebe an möglichst geschützten Stellen liegen und somit eine Verminderung der Transpiration erreicht wird. Ferner wird durch allmähliches Verflachen der Einbuchtungen der Inhalt des Stengels dem Dickenwachstum entsprechend grösser, ohne dass dabei die Epidermis und das Assimilationsgewebe zerstört wird. Das in Form von Längslinien auftretende Periderm zerstört nur den mittleren Teil der Assimilationsgewebe-Streifen, während zu beiden Seiten Teile desselben noch längere Zeit erhalten bleiben.

Plumbago aphylla Boj.[1])

Dieser Strauch ist in Madagaskar und zwar wahrscheinlich in dem südlichsten dürren Teile einheimisch. Die zahlreich aus einem

[1]) Vergl. P. Maury, Études sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginacées. Annales des sc. nat. VII. Série, Tome IV. p. 18.

Wurzelstocke entspringenden rutenförmigen feingerillten Stengel stehen während des grössten Teils des Jahres völlig blattlos da, weil die wenigen Blätter und ebenso die Blüten sehr vergänglich sind. Eine solche Pflanze erinnert dann lebhaft an einen Rasen von Juncus acutus L., einer in den niedrigen Küstengegenden Siziliens sehr verbreiteten Binse.

Den Rillen des Stengels entsprechen auf dem Querschnitte (Fig. 4) tiefe im Grunde meist erweiterte Einbuchtungen, um welche herum das Assimilationsgewebe liegt. Die Zellen der Epidermis sind auf den Vorsprüngen bedeutend grösser und ihre Aussenwände stärker verdickt als diejenigen in den Einbuchtungen. Spaltöffnungen finden sich nur in den Einbuchtungen, welche stets reichlich mit Haaren ausgekleidet sind. Letztere sind aber im Gegensatze zu den obenbeschriebenen der Genisteen, mit denen der Stengelquerschnitt im allgemeinen sonst eine auffallende Aehnlichkeit zeigt, stets kurz und ragen aus den Einbuchtungen nie hervor; die an den Seitenwänden derselben entspringenden Haare sind meistens gegen das Innere der Einbuchtungen gerichtet. Das Assimilationsgewebe besteht aus 4 bis 6 Lagen meist wenig langgestreckter chlorophyllreicher Zellen und wird von innen vollkommen von einer sehr typischen Chlorenchymscheide umgeben.

In den Vorsprüngen liegen Stereidenbündel etwa von der Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis gegen die Epidermis gekehrt ist; kleinere Gruppen mechanischer Zellen liegen zwischen der Chlorenchymscheide und dem Gefässbündelkörper und verbinden bisweilen, besonders in dem unteren Teile des Stengels, mit nur geringer Unterbrechung je zwei benachbarte Bündel.

Beträchtliches Dickenwachstum findet an diesen Stengeln nicht statt, da dieselben gewöhnlich schon nach wenigen Jahren absterben und durch zahlreiche neue Triebe ersetzt werden.

Kork entwickelt sich dementsprechend entweder nur an den untersten Teilen des Stengels oder garnicht.

Casuarina.

Die Blätter aller Arten sind äusserst rudimentär. Der Stengelquerschnitt zeigt soviele Vorsprünge und zwischen denselben Ein-

buchtungen, als Blattrudimente in den Knoten vorhanden sind. Die Epidermis ist einschichtig, ihre Cuticula auf den Vorsprüngen sehr stark; in letzteren folgt auf dieselbe ein aus Stereiden gebildetes Hypoderm, welches in der Mitte umfangreicher ist und mehr oder minder tief in das Innere des Vorsprunges hineinreicht, während es nach den Seiten allmählich einschichtig wird und sich bis auf etwa ein Drittel der Einbuchtungen erstreckt.

Zwischen den Stereiden zerstreut finden sich einzelne unverdickte Zellen; Westermaier[1]) nimmt von ihnen an, dass sie den Wasserverkehr zwischen der Epidermis und dem Assimilationsgewebe vermitteln. Der Rest der Vorsprünge wird von Assimilationsgewebe ausgefüllt, welches aus senkrecht zur Aussenfläche derselben angeordneten sehr langgestreckten Palissadenzellen besteht. In dem tieferen hypodermlosen Teile der Einbuchtungen grenzt das Chlorenchym direkt an die Epidermis und nur in diesem Teile finden sich die bekanntlich querstehenden Spaltöffnungen. Darauf folgen chlorophyllfreie nahezu isodiametrische parenchymatische Rindenzellen; letztere schliessen sich unter den Furchen direkt an die Epidermis an, so dass das Chlorenchym eines jeden Vorsprunges nach innen zu scharf begrenzt und von dem benachbarten deutlich getrennt ist. Die Angabe von Pick und Schube, dass das Chlorenchym um die Einbuchtungen herum gelagert sei, ist nicht richtig.

Sanio[2]) hat die Entwickelung des Korkes bei Casuarina torulosa Ait. sehr eingehend beschrieben. Löw[3]) hat seine Resultate bestätigt und gezeigt, dass mit unwesentlichen Abweichungen die eigentümliche Korkentwickelung bei allen untersuchten Arten wiederkehrt. Diese Angaben kann ich ebenfalls im allgemeinen bestätigen, glaube aber einige bemerkenswerte Erweiterungen hinzufügen zu können.

Die Korkbildung beginnt ziemlich gleichzeitig unter allen Ein-

---

[1]) Westermaier, Untersuchungen über den Bau und die Funktion des pflanzlichen Hautgewebes. Sitzber. der Kgl. pr. Ak. d. W. 1882, XXXVIII.

[2]) Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelung und den Bau des Korkes.

[3]) Löw, De Casuarinearum caulis foliique evolutione et structura. Inaug.-Diss. Berlin, 1865.

buchtungen in der ersten subepidermalen Schicht. Die Zellfolge ist zentripetal oder zentripetal-intermediär, ausnahmsweise auch zentrifugal-intermediär. Das junge Periderm bleibt auf den untersten Teil der Furchen, die es bogenförmig umgibt, beschränkt und wird als Furchenkork bezeichnet. Bei einigen Arten, wie z. B. bei der von Sanio untersuchten C. torulosa Ait., entsteht sehr bald auch unter den Vorsprüngen Kork, welcher aus dem chlorophyllfreien Rindenparenchym hervorgeht und den Siebteil des unter jedem Vorsprunge befindlichen Blattspurbündels quer durchsetzt. Sanio hebt besonders hervor, dass die Zellen des zuletzt entstandenen Periderms dort, wo sie an den Furchenkork grenzen, sich nicht an denselben parallel anlegen oder fortsetzen, sondern senkrecht darauf stehen. Es hat dieses darin seinen Grund, dass der Furchenkork bogenförmig um den untersten Teil der Einbuchtungen gelagert ist und in diesem Falle keine wesentlichen Veränderungen erleidet.

Bei den meisten Arten zerreisst die Epidermis am Grunde der Einbuchtungen; das Periderm verbreitert sich dem Dickenwachstum entsprechend durch radiale Teilungen der Phellogenzellen, und die das Assimilationsgewebe beherbergenden Vorsprünge rücken ohne wesentliche Veränderungen zu erleiden nach und nach auseinander. (Fig. 5.)

Die unter dem Furchenkorke gelegenen Rindenpartien werden infolgedessen entsprechend ausgedehnt, zahlreiche Teilungen treten in den betreffenden Zellen auf und einzelne der letzteren sklerotisieren. Die unter den Vorsprüngen befindlichen Teile der Rinde werden während dieser Vorgänge wenig oder garnicht verändert.

Am deutlichsten sah ich diese Vorgänge an den im Botanischen Garten zu Palermo im freien Lande sehr gut gedeihenden Exemplaren von Casuarina quadrivalvis Lab., an denen die Oberfläche von fünf- und sechsjährigen Stengeln meist noch sehr regelmässige breite bräunliche Kork- und schmale grüne Assimilationsgewebe-Streifen zeigt. Die ersteren sind aus dem Furchenkorke hervorgegangen und erreichen unter günstigen Verhältnissen die zehnfache Breite der letzteren, welche die nahezu unveränderten Vorsprünge darstellen. Im Laufe der Zeit sind die steilen Seitenwände der Einbuchtungen

verflacht worden, sodass der Stengelquerschnitt älterer Zustände immer geringer werdende Wellungen zeigt.

Schliesslich entwickelt sich auch unter den Vorsprüngen Kork, indem sich der nun eine gerade Linie bildende Furchenkork in der Regel seitwärts fortsetzt, bis er sich mit dem in derselben Weise verbreiterten benachbarten Peridermstreifen vereinigt hat, wobei das kleine rindenständige Gefässbündel in der von Sanio beschriebenen Weise durchschnitten wird. Das nun einen geschlossenen Ring bildende Periderm schneidet dem ausserhalb desselben gelegenen Assimilationsgewebe die Saftzufuhr vollständig ab, und vertrocknet dasselbe dann sehr rasch. Ausnahmsweise kommt es auch vor, dass die äusserste oder eine der inneren Schichten der Palissadenzellen zu Korkinitialen werden.

Aus obigen Untersuchungen ergibt sich in bezug auf die Korkentwickelung an den oberirdischen ausdauernden Stengeln derjenigen Pflanzen, welche infolge der Reduzierung der Laubblätter auf das in der Aussenrinde des Stengels befindliche Assimilationsgewebe angewiesen sind, folgendes:

Epidermis und Aussenrinde bleiben entweder ganz oder zum Teil mehrere Jahre hindurch mehr oder minder unverändert erhalten. Während dieser Zeit ist die Thätigkeit des Kambiums wenig ergiebig. Das Periderm bedeckt entweder den ganzen Stamm oder nur einen Teil desselben (Colletia, Ephedra), oder es tritt in Form von unregelmässigen Längsstreifen auf, welche sich erst nach einer Reihe von Jahren zu einem ununterbrochenen Korkringe vereinigen (Polygala speciosa, Russelia, Jasminum etc.).

Bei eintretendem Dickenwachstum wird durch Abrundung flacher Stengel (Bossiaea) oder durch Ausdehnung von Einbuchtungen (Genisteen) Platz für die neu entstehenden Gewebe geschaffen, wobei das Assimilationsgewebe so viel wie möglich erhalten bleibt.

Das Periderm entsteht zwischen den Chlorenchymstreifen in Form von Längsstreifen, welche sich dem Dickenwachstum entsprechend verbreitern. Das Assimilationsgewebe wird dadurch zunächst wenig oder garnicht verändert. (Spartium, Casuarina.)

Wenn die Stereidengruppen sich ununterbrochen von der Epidermis bis zum Leptom erstrecken, so tritt das Korkgewebe unter der Oberhaut in der Mitte der Assimilationsgewebestreifen auf, während zu beiden Seiten Reste desselben noch längere Zeit hindurch erhalten bleiben (Retama, Genista monosperma).

In allen Fällen tritt deutlich das Bestreben hervor, das Assimilationsgewebe so lange als möglich, wenn auch nur teilweise, zu erhalten.

Allgemeine Untersuchungen über die Entwickelung des Korkes führte ich im Jahre 1882-83 im botanischen Institute der Königl. landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin unter Leitung des Herrn Professor Dr. Kny aus. Vorliegende Arbeit verfertigte ich zum grössten Teil in den Jahren 1883-85 während meines Aufenthaltes in Neapel und Palermo.

Es sei mir noch besonders an dieser Stelle gestattet, Herrn Professor Dr. Kny für die mir so vielfach zu Teil gewordene Anregung und Unterstützung zu danken.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Querschnitt der Aussenrinde des Stengels von Spartium junceum L., den Beginn der Korkbildung zeigend.

Fig. 2. Querschnitt der Aussenrinde eines jungen Stengels von Retama Retam Webb.

Fig. 3. Querschnitt eines älteren Stengels von Retama Retam Webb. beim Beginn der Korkentwickelung.

Fig. 4. Querschnitt der Aussenrinde eines jungen Stengels von Plumbago aphylla Boj.

Fig. 5. Querschnitt der Aussenrinde eines älteren Stengels von Casuarina quadrivalvis Lab. mit Furchenkork.

Buchdruckerei von F. W. Meyer, Berlin N., Chaussee-Str. 2 E.

Fig. 1.

Fig 2.

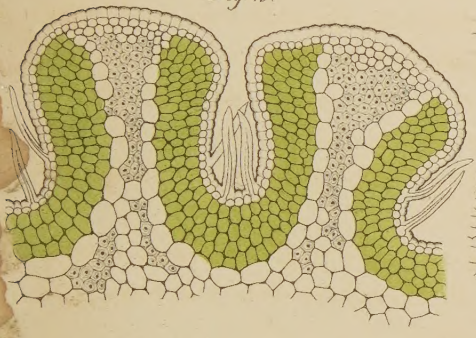


Fig 4.

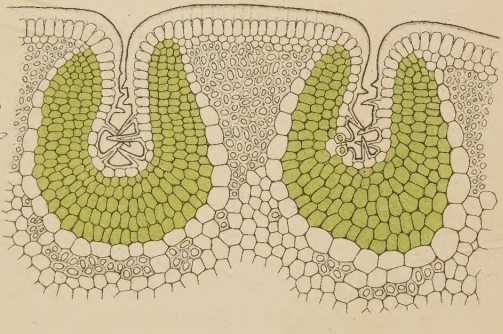


Fig 3.

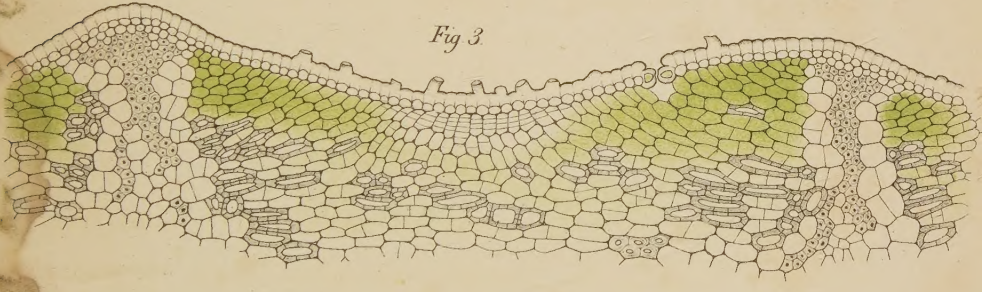
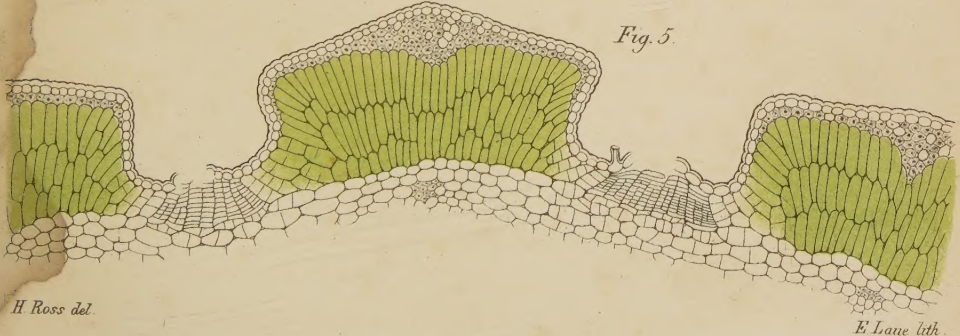


Fig. 5.



H Ross del.

E Laue lith.